

Az endomikorrhiza szerepe a környezeti stresszhatások kivédésében

Bevezetés

A talajmikroorganizmusok mezőgazdasági jelentősége mellett napjainkban előtérbe kerültek a környezetvédelmi szempontok is. A műtrágyázás lehetséges káros hatását már felismertük, és olyan környezetkímélő földművelési technológiák kidolgozása a cél, melyek biztosítják a természetes ökoszisztéma fennmaradását. Az új utak keresésének egyik lehetősége a mikorrhiza kutatásának kiterjesztése, mely speciális szimbiotikus kapcsolat a mezőgazdasági növényeknél kiemelkedő fontosságú.

Szimbiota gombákkal számtalan növényfaj gyökerei társulnak. Frank, aki a mérsekelt övi erdők fafajainál elsőként tanulmányozta ezt az együttélést, „gombagyökérnek” mikorrhizának nevezte el. Feltételezte, hogy a gombák hifafonalai a gyökér funkcióját töltik be. Azóta a mikorrhiza fogalmát kiszélesítették, és ma így jelölünk minden, a növények föld alatti szervei és gombák között létrejött szimbiota kapcsolatot.

Annak ellenére, hogy növényfajainknak közel 90 %-a képes mikorrhiza kapcsolat kialakítására, ez a társulás korántsem olyan ismert, mint például a pillangós virágú növények gyökere és *Rhizobium*ok között létrejövő szimbiotikus kapcsolat. Ennek magyarázata lehet, hogy a gyökérgümő szemmel látható, ugyanakkor a mikorrhiza szimbiózis gyakran nem okoz szabad szemmel látható változást, tanulmányozása csak a gyökérszövet festése után lehetséges. A mikotrófia, azaz a növényi gyökér szimbiota gombákkal történő együttélése hosszú evolúció eredménye. A gazdanövények fennmaradása a zavartalan tápanyag- és vízellátástól függ, amit a gyökérszimbiota gombapartner kedvezőtlen ökológiai feltételek között képes elősegíteni. Ugyanakkor a gomba mint heterotrof szervezet, szerves tápanyagforráshoz juthat a növény gyökérére.

A szimbiózis kialakulása nagymértékben függ a talaj sajátosságaitól. Gazdag tápanyagtökéjű talajokban a mikorrhiza szimbiózisra a növény kevésbé van ráutalva, mint tápanyagszegény talajokban. A valódi szimbiózisban részt vevő gombák azonban nem tudnak megélni a növénytől függetlenül.

A természetben a mikotrófiás szimbiózis különböző típusaival találkozhatunk, melyek közül mezőgazdasági szempontból kiemelkedő fontosságú az arbuszkuláris típusú mikorrhiza (AM). Az AM hifái nemcsak a gyökérben fejlődnek, hanem a gyökérközeli talajt is behálózják. Ezeknek a gyökéren kívül elhelyezkedő, ún. externális hifáknak köszönhetően a talaj olyan régiójának a feltárása is megtörténik, mely a gyökerek által hozzáférhetetlen. Az externális hifáknak hajszálgyökereknél kisebb átmérője (8 μm) többféle élőnnel szolgál. Biztosítja a talaj olyan kis aggregátumaiba történő bejutást, mely hajszálgyökerekkel nem érhető el, valamint a kisebb méret rela-

tíve nagyobb felületet biztosít, megnövelve a tápelemek és víz felvételére szolgáló terület nagyságát.

A mikorrhizált növények így szárazságtűrőbbek nem mikorrhizált társukhoz képest.

A mikorrhiza szimbiózis számos környezetvédelmi jelentősége is ismert. Savasabb talajokban, illetve ahol a mezőgazdasági növények foszforellátása nem kielégítő, a foszforműtrágyázás dózisének csökkenését, illetve részleges kiváltását érhetjük el mikorrhizaoltással. A mikorrhizaoltás előnyösnek bizonyulhat számos kórokozó baktérium és gomba által előidézett növénybetegség megelőzésében is. Segítségükkel lehetőség nyílik a kórokozók ellen alkalmazott fungicid szerek mérséklésére.

Sajátos probléma a hányóföldek, valamint az ipar által különböző toxikus elemekkel szennyezett felszíni talajrétegek mikrobiológiai rekolonizációja. A mikorrhizaoltás előnyösen alkalmazható a toxikus elemekkel szennyezett, valamint ipar által tönkretett területek vegetációjának az újraélesztésében is.

A mikorrhiza szerepe a növény szárazságtűrő képességének fokozásában

A mikorrhizált növények szárazságtűrőbbek a nem mikorrhizált társaikhoz képest. Mindez igaznak bizonyul, ha a víztartalmat a kísérlet folyamán mindvégig alacsony szinten tartjuk, illetve ha a kísérlet közben száraz, illetve átlagos talajnedvesség-viszonyok váltakoznak (BETHLENFALVAY et al., 1988).

Kérdés, hogy a szárazságtűrés fokozódása a mikorrhiza közvetlen hatása-e a vízfelvétele és -hasznosításra, vagy mindez inkább a foszforfelvétellel függ össze. GEORGE és munkatársai (1992a) az AM externális hifahálózatának nem tulajdonítanak elsődleges szerepet a vízfelvételben, míg FABER és munkatársai (1991) ebben a folyamatban a mikorrhizahifák szerepét hangsúlyozza.

A mikorrhiza externális hifahálózatának a vízfelvételben betöltött szerepét taglalják GEORGE és munkatársai (1992a,b).

Az eredmények túlnyomó többsége több részre osztott tenyészedényben született, ahol lehetőség volt a hifa, illetve a mikorrhizált gyökér szétválasztására. Az externális hifák által felvett vízmennyiség csak a 10 %-át teszi ki az összes vízmennyiségnek (KOTHARI et al., 1990), így a mikorrhizált növény nagyobb fajlagos vízfelvétele nemcsak a hifák közvetlen jelenlétének, hanem inkább a növény nagyobb transzspirációjának, illetve a hidraulikus aktivitásnak köszönhető.

Az externális hifák vízfelvételenek jobb megismerése céljából a hifa, illetve a gyökér térbeli elhatárolása mellett a két talajrész közé levegőréteget iktattak be, megszakítva a gyökereket, illetve a hifákat tartalmazó talajrész közötti hifaösszeköttetést (GEORGE et al., 1992b). A hifákat tartalmazó egységben nem találtak különbséget a vízvesztés mértékében a hifa jelenlétében, illetve hiányában. Mindez arra utal, hogy a hifák a vízfelvételben nem játszanak döntő szerepet, hasonlóan KOTHARI és munkatársai (1990) más körülmények között, más növényvel végzett kísérletéből levonható következtetésekhez.

Mivel ezek az eredmények *Glomus mosseae* inokulációjakor jelentkeztek, mely gomba hifájának átlagos átmérője nem túl nagy (5 μ m), feltételezhető, hogy nagyobb hifaátmérővel rendelkező gombák vízfelvételben betöltött szerepe jelentősebb.

Száraz talajban a gyökér foszforfelvétele gátlődik, így a mikorrhiza által a P-felvételnél nyújtott előny különösen száraz viszonyok között jut érvényre (FITTER, 1988). Mivel a nagyobb P-felvétel megváltoztatja a vízhasznosítást is, a növény növekedése gyorsabb lesz. Vagyis a mikorrhiza közvetett és közvetlen hatása is szerepet játszik a szárazságtűrő képesség növelésében.

A talaj foszfortartalmától függően változik a mikorrhiza szárazságtűrésben betöltött szerepe. Foszforban gazdag talajban a transzspiráció mértékének a növekedését a mikorrhizált növénynél, illetve a mikorrhiza hatására a nem mikorrhizált gyökér egy-egésére eső nagyobb vízfelvételt a hajtásban és gyökérben bekövetkező morfológiai változásra lehet visszavezetni (KOTHARI et al., 1990). A mikorrhizált növény nagyobb levélfelülettel, rövidebb és kevesebb elágazódást tartalmazó gyökérzettel rendelkezik a nem mikorrhizált növényhez képest.

A hajtás és gyökér morfológiai változásán kívül fiziológiai változások is bekövetkeznek stresszhelyzetben. A mikorrhizált növény gyökérváladékában megnő a cukrok és fehérjék mennyisége (SUBRAMANIAN & CHAREST, 1995), melyek segítik a mikorrhizált növényt a száraz időszakok átvészelésére.

A mikorrhiza és a növény ellenállóképessége

A mikorrhizaoltás hatása gyakran a rizoszférában bekövetkező változásokra vezethető vissza, a növény ellenállóképességének változásánál is elsősorban a mikorrhiza közvetett hatásával kell számolnunk. WASCHKIES és munkatársai (1994) mikorrhizált szőlőnél végeztek vizsgálatokat erre vonatkozólag, megállapítva, hogy a patogén fluoreszkáló pszeudomonások száma csökkent a mikorrhizált növények rizoszférájában, és a mikorrhizált szőlő fokozott ellenállóképességét is erre vezették vissza.

BARRAGAN és munkatársai (1996) *Allium cepa* *Sclerotium*mal szembeni fertőzőképességét vizsgálták, kiemelve a mikorrhiza kolonizáció ellenállóképességet fokozó hatását. Megfigyelésük szerint - egy időben végezve a növény fertőzését, illetve a mikorrhizaoltást - az alacsony kolonizációs szint elősegítette a patogén gomba bejutását a növénybe. ZHENGJIA & XIANGDONG (1991) szintén hasonló eredményről számolt be, miszerint az ültetés előtt végzett inokuláció sokkal hatékonyabb volt a védelem kialakítása szempontjából.

A bakteriális és gomba okozta megbetegedések mellett a mezofauna képviselői által okozott fertőzések mikorrhizás kivédésére is irányulnak kísérletek. Citrusfélék nematoda okozta megbetegedésekor a mikorrhizaoltás által előidézett fokozott ellenállóképességet azonban nem a mikorrhiza közvetlen hatásának, hanem a mikorrhiza által előidézett jobb foszforellátottnak tulajdonítják (SMITH & KAPLAN, 1988). Ugyanakkor PINOCHET és munkatársai (1993) alma *Pratylenchus vulnus* általi fertőzésekor a mikorrhiza védő hatását nem a mikorrhizált növény fokozottabb tápelemfelvételének tulajdonították, hanem a gomba által előidézett mikrobiológiai változásnak. CAMPRUBI és munkatársai (1993) szintén ezzel a nematodával végeztek kísérletet szilvánál, de a patogénnel történő oltást nem egy már kialakult mikorrhizált gyökéren hajtották végre, hanem a mikorrhizaoltással egy időben alkalmazva. Ezzel is magyarázható, hogy Pinochet eredményeitől eltérően a *Glomus mosseae*-nek csak igen csekély hatását tapasztalták a nematodák okozta betegségek kivédésében.

A növény ellenállóképességének a növekedésében a mikorrhizaoltás közvetett hatása mellett, igen nagy szerepe lehet a gyökér endodermiszében bekövetkező válto-

zásnak. A mikorrhiza kolonizációt követően tapasztalható a gyökér lignintartalmának a növekedése, mely a patogének penetrációját igen megnehezíti (DEHNE & SCHÖNBECK, 1979).

A mikorrhiza szerepe a nehézfémek okozta toxikózis kivédésében

A mikorrhizált növények védelmet nyújthatnak a nehézfémek okozta toxikózis kivédésében, melyek közül a mangán vonatkozásában történt a legtöbb vizsgálat. A mangán koncentrációjának toxikus szintre emelkedése különösen savanyúbb talajokban okoz gondot. KOTHARI és munkatársai (1991) a mikorrhizált növény csökkent Mn-felvételéről, BETHLENFALVAY & FRANSON (1989) mikorrhizált növény nagyobb Mn-toleranciájáról számoltak be. KOTHARI és munkatársai (1991) eredményei a mikorrhiza által előidézett fiziológiai változások mellett a rizoszférában bekövetkező változásokra irányították a figyelmet. További vizsgálatok megállapították, hogy a mikorrhizaoltás csökkentette a rizoszférában a Mn-redukcióra képes baktériumok számát, valamint a gyökérvadák Mn-redukáló képességét, melyek együttesen felelősek a mikorrhizált növény kisebb mértékű Mn-felvételéért (POSTA et al., 1994). Más nehézfémek és radioaktív anyagok endomikorrhizára gyakorolt hatását többen vizsgálták (TROUVELOT et al., 1986; GILDON & TINKER, 1983a,b; WEISSENHORN et al., 1993; WINKELMANN & WINGE, 1994). A vizsgálatok elsősorban szennyezett talajból izolált, a nehézfémek iránt toleránsabb gombákkal történtek. Érdekes megfigyelés, miszerint mikorrhiza jelenlétében a talaj Cu-, Pb- és Zn-koncentrációja befolyásolja az elemek felvételét. Kisebbs nehézfém-koncentrációnál az endomikorrhiza elősegíti az elemek felvételét, míg nagyobb nehézfém-koncentrációnál a mikorrhiza gátolja a hajtásban a fém toxikus szintre emelkedését (LEYVAL et al., 1991).

TURNAU és munkatársai (1993) eredményei alapján megállapítható, hogy a mikorrhiza externális hifája a kadmiumnak csak egy részét továbbítja a gyökérhez, így biztosítva a növény védelmét. Radioaktív anyagok felvételének tanulmányozásakor a hajtás ¹³⁷Cs-koncentrációja felére csökkent mikorrhizaoltás hatására (HASELWANDTER & BERRECK, 1994), bár más szerzők *Glomus microcarpum* Cs-felvételt elősegítő hatását állapították meg (ROGERS & WILLIAMS, 1986).

Az endomikorrhizák a nehézfémek és radioaktív elemek felvételében játszott szerepe még nem eléggé ismert. Az azonban biztos, hogy a mikorrhizaoltás szennyezett talajokban előnyösen alkalmazható, részben a növekedésben visszamaradt növények hajtásának megerősödése, illetve a nehézfémeknek a hifában történő raktározása útján, mely gátolja a nehézfémek koncentrációjának toxikus szintre emelkedését a növényben.

Magyarországon is igazolták már, hogy a mikorrhizaoltás előnyösen alkalmazható toxikus elemekkel szennyezett, valamint az ipar által tönkretett területek vegetációjának az újraélesztésében (VÖRÖS & SZEGI, 1992).

A mikorrhiza szerepe a foszforhiány kivédésében

A mikorrhizaoltás foszforfelvételt elősegítő hatását már többen leírták (SANDERS, 1975; GEORGE et al., 1992a, 1994). A mikorrhiza által előidézett foszforfelvétel fokozódása több okra vezethető vissza (BOLAN, 1991). A mikorrhiza externális hifahálózatainak segítségével a gyökértől távolabb eső talajrégiók feltárása is megtörténik. En-

nek különösen a foszfor, illetve a foszforhoz hasonlóan az olyan más elemek felvételénél van jelentősége, ahol az elemek diffúziója kicsi. Ezzel függ össze az a tapasztalati tény is, hogy a kisebb gyökérfelülettel rendelkező növények mikorrhizafüggősége általában nagyobb. A hajszálgyökereknél lényegesen kisebb átmérőjű hifák az abszorbeáló felület növelése mellett olyan talajszemcsék közé is be tudnak hatolni, melyek hajszálgyökerek által hozzáférhetetlen (BOLAN, 1991).

Oldatban végzett kísérletek alapján - ahol a foszfor diffúziója nem volt gátolt - bizonyították a mikorrhizált növény gyökerének nagyobb affinitását a foszforhoz. Ezt jelzi, hogy a mikorrhiza hifái és a mikorrhizált gyökér nagyobb mértékben képesek a foszfort abszorbeálni, mint a nem mikorrhizált gyökerek. PEARSON & JAKOBSEN (1993) több részre osztott edényben végzett vizsgálatának eredményei ugyanakkor azt mutatják, hogy a mikorrhizált növény gyökerének, illetve hifájának együttes jelenlétekor a kettő együtt nem abszorbeál több foszfort, mint a hifa vagy a nem mikorrhizált gyökér önállóan. A hifa több foszfort képes felvenni, ha nincs gyökér a talajban (JAKOBSEN, 1994), mivel verseny folyik a foszforért a mikroorganizmusok, a hifa és a gyökér között (JAKOBSEN, 1995). Tapasztalati tény, hogy az igen alacsony foszforkoncentráció gátolja a foszfor abszorpcióját a gyökéren. Ennek a küszöbértéknek - mely azt a talaj foszforkoncentrációt jelenti,elynél a foszfor abszorpciója megkezdődik - gyakorlati mérése mikorrhizált növényenél még nem történt meg, de BOLAN és munkatársai (1983) talajban végzett vizsgálatai közvetett bizonyítékot szolgáltatnak, hogy a mikorrhizált növény alacsonyabb küszöbértékkel rendelkezik a nem mikorrhizált növényhez képest.

A mikorrhizának a rizoszféra gyakorolt hatása lehet közvetlen és közvetett.

A mikorrhizának a foszforfelvételben betöltött közvetlen hatására különösen a szerves foszforvegyületek hasznosításakor figyeltek fel. A mikorrhiza által termelt foszfatázok, illetve citrátok, valamint szerves savak hozzájárulnak a nehezen oldható foszforvegyületek oldásához.

A mikorrhizák közvetett hatásában a mikorrhizált és nem mikorrhizált növények eltérő gyökér H-exudációja, illetve mikrobiális biológiai szerepet, mely elsődlegesen a rizoszféra pH-ját változtatja meg. A mikorrhizák externális hifahálózata szintén befolyásolja a gyökérhez közeli és távoli talaj pH-értékét, melynek pontos meghatározása LI és munkatársainak (1991) sikerült több részre osztott tenyészedény alkalmazásával.

A mikorrhiza általi foszforfelvétel-fokozódás különösen kis foszfortartalmú talajban jelentős. Fontos kérdés, hogy a mikorrhizált gyökér nagyobb felülete, illetve az egységnyi gyökérfelületre eső nagyobb foszforfelvétel, vagy a kettő együttesen felel a mikorrhizált növény nagyobb foszforfelvételéért. A mikorrhizált gyökér nagyobb mértékű foszforfelvételéért gyenge, illetve gazdag foszforellátottságú talajban más-más tényező játszik döntő szerepet. Kis foszfortartalmú talajban a nagyobb foszforfelvételért a mikorrhizált növény gyökerének kisebb K_{max} értéke, míg nagyobb foszfortartalmú talajban a nagyobb V_{max} értéke a felelős (CRESS et al., 1979). Kis foszfortartalmú talajban verseny folyik a foszforért, nincs lehetőség a mikorrhizált gyökér összes foszforkötő helyének a betöltésére, ezért egy elméletileg levezethető P-szintnél azonos V_{max} jelentkezik a mikorrhizált és nem mikorrhizált gyökérnél egyaránt.

Nagyobb foszfortartalmú talajban a foszfor felvehetősége nem limitált, így a mikorrhizált gyökér összes P-kötőhely betöltésének elvi lehetősége megvan. Ezért tudunk ebben az esetben a mikorrhizált gyökérnél kisebb V_{max} -ot mérni.

A különböző talajfoszforszinteken, az eltérő foszforfelvétel mellett a növény morfológiai változásait is figyelembe kell venni, mely lényegében az adott helyzethez való alkalmazkodást jelenti. Kis foszfortartalmú talajban a mikorrhiza kolonizáció által előidézett fokozott foszforfelvétel nagyobb hajtástömeget, fokozott fotoszintézist és így a növény nagyobb mértékű szénhidrát-produkcióját okozza, mely a növény nagyobb gyökérzetében is megnyilvánulhat a nem mikorrhizált növényhez képest. Mindezek hatására a mikorrhizált növény nagyobb, erőteljesebb lesz, de a hajtás és gyökér aránya nem, illetve alig változik a mikorrhizált növényhez képest (GEORGE et al., 1994). Egy jó foszforellátottságú talajban a foszforfelvétel fokozódása általában nem jár együtt a megnövekedett hajtással, illetve a fotoszintézis fokozódásával.

A mikorrhiza obligát lévén asszimilátumot von el a növénytől, így a gyökér, illetve a mikorrhiza növekedése a növény asszimilátumainak a függvénye. Az irodalomban azonban eltérőek a vélemények az arányban, mely a gomba igényét fedezi a növény asszimilátumához képest. FITTER (1988) ezt az arányt 10 %-ra, míg JAKOBSEN & ROSENDHAL (1990) 20 %-ra becsüli. Ennek azonban csak igen kis része fordítódik a gomba biomasszájának produkciójára, sokkal nagyobb hányada fedezi a gomba légzését. A mikorrhiza gazdag foszforellátottságú talajban lényegében konkurensnek is felfogható, melynek közvetlen hatása a gyökér mennyiségének csökkenése a nem mikorrhizált növényhez képest. Ebben az esetben gyakran tapasztalható a mikorrhizált növény hajtás- és gyökértömegének nagyobb aránya a nem mikorrhizált növényhez képest.

Természetesen a valóságban nem mindig jelentkezik ilyen tisztán a mikorrhizált és nem mikorrhizált növény hajtásában és gyökérzetében a különbség. KOTHARI és munkatársai (1990) a mikorrhiza kolonizáció hatására, a gyökérben bekövetkező morfológiai változásokat vizsgálta közel optimális talajfoszforszintnél.

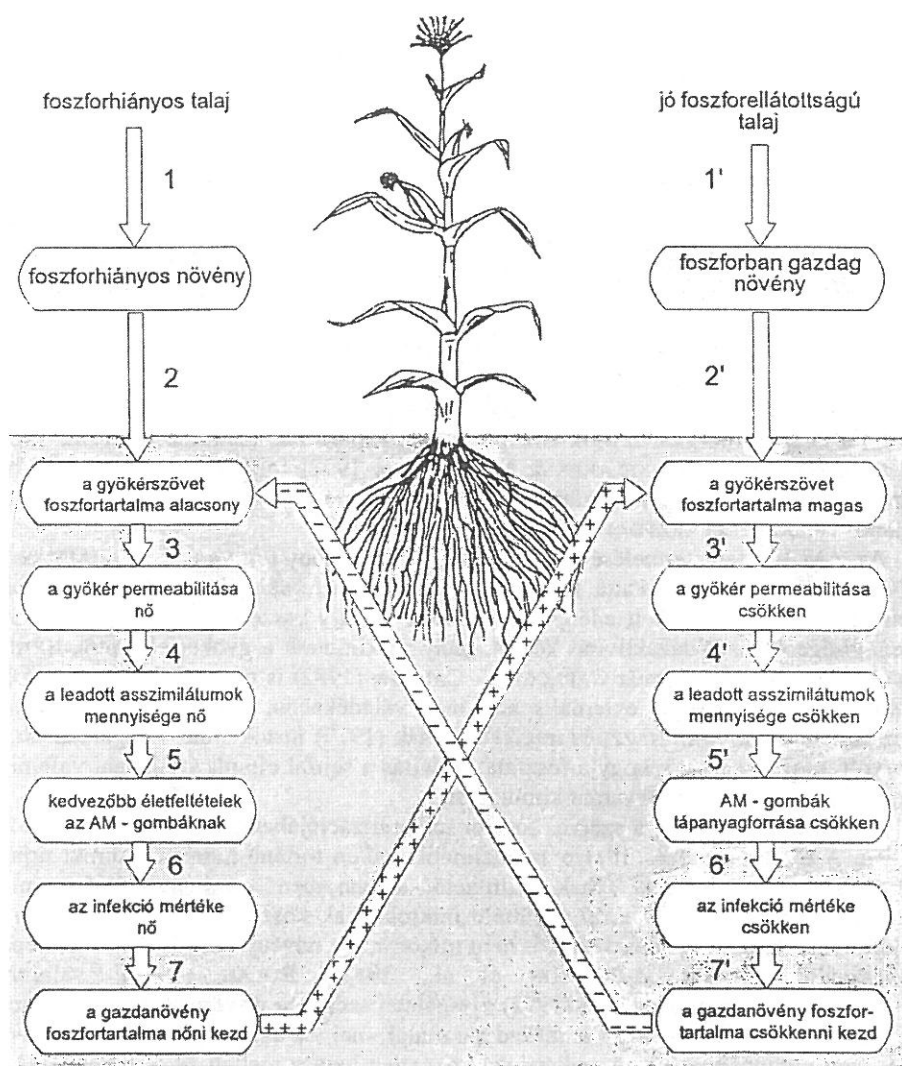
Ilyen körülmények között a mikorrhizált és nem mikorrhizált növény hajtástömegében nem volt változás, ugyanakkor a levélfelület közel 30 %-kal nőtt a mikorrhizaoltás hatására. Mindemellett a gyökér tömege 16 %-kal csökkent, mely csökkenés 30 %-os gyökérhossz-csökkenést idézett elő. A gyökér csökkenését a hajszálgyökerek hosszának, valamint sűrűségének csökkenésére lehetett (40 %) visszavezetni.

Mikorrhiza kolonizáció szabályozása szervesen foszfortrágyázással

A foszforadagolással előidézett kolonizáció-csökkenés ismert jelenség (THOMSON et al., 1986; AMJEE et al., 1989). A mikorrhiza kolonizáció csökkenéséért felelős tényezők megítélésében azonban eltérő elméletek léteznek. A talaj foszforkoncentrációjának szabályozó szerepe (MIRANDA & HARRIS, 1994a,b) mellett egyes szerzők a növény foszforkoncentrációjának (SANDERS, 1975; AMJEE, 1989) hatását említik. THOMSON és munkatársai (1991) a szabályozási mechanizmust a foszforban szegényebb és gazdagabb talajban eltérő módon képzelik el.

Eredményeink (POSTA & FÜLEKY, 1997), valamint az irodalmi adatok alapján a mikorrhiza kolonizáció szabályozása az alábbiak szerint írható le (1. ábra):

Kis és közepes foszfortartalmú talajban a mikorrhizált növény hajtásának foszforkoncentrációja a foszforban gazdag talajban nevelt növényhez képest kisebb lesz, mely a növény gyökérzetének foszforkoncentrációjában is jelentkezik. A gyökér foszforkoncentrációja a gyökér permeabilitásával szoros kapcsolatban van. A kisebb foszforkoncentrációjú, ezáltal nagyobb permeabilitással rendelkező gyökérnél a leadott asszimilátumok mennyisége nő (GRAHAM et al., 1981). Az endomikorrhizák obligát



1. ábra

Mikorrhiza kolonizáció szabályozása szervetlen foszfortrágyázással

szimbionták, így szaporodásuk a gazdanövény asszimilátumainak a függvénye. Az asszimilátumok növekedése kedvezőbb feltételeket biztosít a gombának, az externális hifák mennyiségének növekedése pedig potenciális lehetőséget teremt a kolonizáció mértékének a növekedésére. Jó foszforellátottságú talajban az előbbieket analógiájára a hajtás foszforkoncentrációja a felelős a gyökér permeabilitásának a csökkenéséért, és

így az asszimilátumok mennyiségének a csökkenéséért, mely a mikorrhizák életkörülményeinek rosszabbodását és a kolonizáció mértékének csökkenését idézi elő. Extrém magas foszfortartalmú talajban a foszfor koncentrációja olyan értéket ér el, hogy a hajtás foszforkoncentrációjának gyökérváladákon keresztüli szabályozó szerepét nem engedi érvényre jutni, mert az externális hifahálózat mennyiségét közvetlenül befolyásolja, csökkenti (HEPPER, 1983).

A talaj szerves foszforvegyületeinek hasznosítása AM segítségével

A szerves eredetű P formák növényi hasznosítása előtt annak hidrolízise szükséges, mely foszfatáz enzimek segítségével történik. A foszfatázok, vagy a foszformonoészter hidrolázok (EC 3.1.3) az enzimek olyan csoportja, mely a foszfát-észtereket hidrolizálni képes. Tartalmazzák a közönségesen csak savas, illetve bázikus foszfatázokat (ortofoszforsav monoészter hidrolázokat, EC 3.1.3.1 és EC 3.1.3.2), valamint a fitázokat (EC 3.1.3.8), nukleotidázokat, glicerofoszfatázokat.

Foszfatázok képzésére a növényi gyökereken kívül (DINKELAKER & MARSCHNER, 1992) a talajmikroorganizmusok is képesek. Az *Aspergillus* (TARAFDAR et al., 1988) és ektomikorrhizák (DINKELAKER & MARSCHNER, 1992) foszfatáztermelése már bebizonyított, a baktériumok foszfatáz enzim termelésére vonatkozólag is rendelkezünk számos ismerettel (TARAFDAR & CLAASSEN, 1988).

Az AM foszfatáztermelésére számos közvetett bizonyíték van, de TARAFDAR & MARSCHNER (1994b) mutatta ki elsőként az AM externális hifáinak foszfatáztermelését több részre osztott edényt alkalmazva. Pozitív összefüggést találtak a hifák mennyisége és foszfatázaktivitás között, mely maximumát a gyökérfelszíntől 10 mm távolságban érte el. Bár már CAPACCIO & CALLOW (1982) is mutatott ki savas foszfatázaktivitást *G. mosseae* externális hifájának váladékában, kvantitatív kimutatásuk nem történt meg. GIANINAZZI és munkatársainak (1979) histokémiai vizsgálatai alapján volt megállapítható, hogy a foszfatázaktivitás a sejttal citoplazmájában, valamint a mikorrhiza hifa végén egyaránt kimutatható.

A mikorrhiza szerepe a szerves foszfor mineralizációjában lehet közvetett és közvetlen. A foszfatázképzés, illetve az enzimatisz uton történő hidrolízis direkt útja a mineralizációnak. Indirekt útnak tekinthető, amennyiben a mineralizáció nem a mikorrhizának, hanem az azzal együttélő mikrobáknak köszönhető. Bár számos irodalmi utalás alapján a mikorrhizált és nem mikorrhizált növény azonos P-forrást képes felhasználni (GIANINAZZI-PEARSON et al., 1981), BOLAN (1991), valamint JAYACHANDRAN és munkatársai (1992) vizsgálatai szerint a mikorrhizált növény számos olyan szervetlen P-forrást is fel tud használni, melyek a nem mikorrhizált növény által nem hasznosíthatóak. A mikorrhiza közvetlen hatása mellett itt is a mikrobiális populáció hatását (mikorrhiza közvetett hatása) kell figyelembe venni. Így például a foszfátoldó mikroorganizmusok szerepét, melyek az endomikorrhizákkal szimbiotikus viszonyban lehetnek (POSTA & FÜLEKY, 1995).

Az AM jelenlétében a rizoszféra foszfatázaktivitásában bekövetkező változások ellentmondásosak. DODD és munkatársai (1987) a foszfatázenzim-aktivitás növekedéséről, míg mások annak csökkenéséről számolnak be mikorrhiza jelenlétékor (JONER & JAKOBSEN, 1994). JONER (1994) a mikorrhizált tők rizoszférájában mért csökkenő foszfatázaktivitást a mikorrhizált gyökér hosszának a nem mikorrhizált növényhez viszonyított csökkenésére vezette vissza.

A szakirodalom egységesebb képet mutat a foszforhiányos talajban jelentkező foszfatázenzim-aktivitás növekedéséről, mely a rizoszféra, illetve gyökértávoli talajban egyaránt kimutatható.

Ugyanakkor a foszfatázaktivitást jelentősen befolyásolja a szerves-foszfor forrás minősége (TARAFDAR & MARSCHNER, 1994a). JAYACHANDRAN és munkatársai (1992) *Glomus etunicatum* gombával oltott növény foszforfelvételét tanulmányozták különböző szerves eredetű P-forrás alkalmazásakor (fitátok, RNS, ATP, CMP, AMP). Glicerofoszfát és AMP jelenlétekor a nem mikorrhizált növény növekedése és P-felvétele is növekedett a foszfortrágyázás hiányában nevelt növényhez képest, de a mikorrhizált növényhez képest kisebb mértékben.

Mindezek az adatok azonban igen kevés információt szolgáltatnak a foszfatáz enzim eredetére vonatkozólag. Egy természetes ökoszisztémában, ahol a mikrobiális (baktérium, nem szimbionta gomba, mikorrhiza) és növényi gyökérfoszfatázok képződése egy időben folyik, igen nehéz különválasztani a részfolyamatokat, az azokra ható tényezőket. A különböző részegységekre bontott, hálóval ellátott tenyészedények használata lehetővé teszi a mikorrhizált gyökér és hifák elválasztását, így a növényi és mikrobiális foszfatázok elkülönítését. Háromrészes tenyészedények alkalmazásával TARAFDAR & MARSCHNER (1995) a foszfatázenzim-aktivitás növekedését figyelte meg az externális hifa környezetében, ugyanakkor JONER (1994) még foszforhiányos talajban sem talált hasonló eredményeket. JONER szerint a gyökér átlagos átmérője 0,2 mm, a hifáé 5 µm, és a hifa felülete közel kétszerese a gyökér felületének. Ez azt jelenti, hogy a hifaegységben mérhető aktivitást kellett volna tapasztalnia. A hifafelület azonban egységnyi térfogatban nagyobb, mint a gyökérfelület, a foszfatáz koncentrációja a talajban jobban eloszlik. Köztudott, hogy a talajkolloidokon adszorbeált foszfatáz inaktiválódhat (BURNS, 1982). Ha mindezeket figyelembe vesszük, a valós foszfatázaktivitásnak csak 10-20 %-át tudjuk mérni. Ez az érték pedig gyakran már a mérési határ alatt van. Így az externális hifák extracelluláris foszfatáztermelő képességének bizonyítása több esetben csak egy érzékenyebb mérési módszer alkalmazásával lehetséges.

A foszfatáz enzim hifán belüli elhelyezkedésének a megismerése a mikorrhizák taxonómiai rokonsága közötti kapcsolatok felderítését is elősegíti. EZAWA & YOSHIDA (1995) megállapították, hogy a rokon fajok foszfatázának externális hifán belüli elhelyezkedése megegyezik, míg távolabbi rokonságban élő fajoknál eltér.

Irodalom

- AMIJEE, F., TINKER, P. B. & TRYBLEY, D. P., 1989. The development of endomycorrhiza root systems. II. A detailed study of effects of soil phosphorus colonization. *New Phytol.* 111. 435-446.
- BARRAGAN, A. T. et al., 1996. The use of arbuscular mycorrhizae to control onion white root (*Sclerotium cepivorum* Berk.) under field conditions. *Mycorrhiza*. 6. 253-257.
- BETHLENFALVAY, G. J. & FRANSON, R. L., 1989. Manganese toxicity alleviated by mycorrhizae in soybean. *J. Plant Nutr.* 12. 953.
- BETHLENFALVAY, G. J. et al., 1988. Effects of drought on host and endohpyte development in mycorrhizal soybeans in relation to water use and phosphate uptake. *Physiol. Plant.* 72. 565-571.
- BOLAN, N. S., 1991. A critical review on the role of mycorrhizal fungi in the uptake of phosphorus by plants. *Plant and Soil*. 134. 189-207.

- BOLAN, N. S. et al., 1983. Specific activity of phosphorus in mycorrhizal and nonmycorrhizal plants in relation to the availability of phosphorus to plant. *Soil Biochem.* **16**. 299-304.
- BURNS, R. G., 1982. Enzyme activity in soil: Location and a possible role in microbial ecology. *Soil. Biol. Biochem.* **14**. 423-427.
- CAMPRUBI, A. et al., 1993. Effect of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the vascular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on growth of three plum root-stocks. *Plant and Soil*. **153**. 223-229.
- CAPACCIO, L. C. M. & CALLOW, J. A., 1982. The enzymes of polyphosphate metabolism in vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* **91**. 81-91.
- CRESS, W. A., THRONEBERRY, G. O. & LINDSEY, D. L., 1979. Kinetics of phosphorus adsorption by mycorrhizal and nonmycorrhizal tomato roots. *Plant Physiol.* **64**. 484-487.
- DEHNE, H. W. & SCHÖNBECK, F., 1979. Studies on the influence of endotrophic mycorrhizae on plant disease. II. Phenol metabolism and lignification. *Phytopathol. Z.* **95**. 210-216.
- DINKELAKER, B. & MARSCHNER, H., 1992. In vivo demonstration of acid phosphatase activity in the rhizosphere of soil-grown plants. *Plant and Soil*. **144**. 199-205.
- DODD, J. C. et al., 1987. Phosphatase activity associated with roots and rhizosphere of plants infected with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **107**. 163-172.
- EZAWA, T. & YOSHIDA, T., 1994. Acid phosphatase specific to arbuscular mycorrhizal infection in marigold and possible role in symbiosis. *Soil Sci. Plant Nutr.* **40**. 655-665.
- FABER, B. A. et al., 1991. A method for measuring hyphal nutrient and water uptake in mycorrhizal plants. *Can. J. Bot.* **69**. 87-94.
- FITTER, A. H., 1988. Water relations of red clover *Trifolium pratense* L. as affected by VA mycorrhizal infection and phosphorus supply before and during drought. *J. Exp. Bot.* **39**. 595-603.
- GEORGE, E., MARSCHNER, H. & JAKOBSEN, I., 1992. Role of arbuscular mycorrhizal fungi in uptake of phosphorus and nitrogen from soil. *Critical Reviews in Biotechnology*. **15**. 257-270.
- GEORGE, E. et al., 1992a. Water and nutrient translocation by hyphae of *Glomus mosseae*. *Can. J. Bot.* **70**. 2130-2137.
- GEORGE, E. et al., 1992b. Contribution of mycorrhizal hyphae to nutrient and water uptake of plants. In: *Mycorrhizas in Ecosystems*. (Eds.: READ, D. J. et al.) 42-47. CAB International Wallingford, Oxon, UK.
- GEORGE, E. et al., 1994. VA mycorrhiza: benefits to crop plant growth and costs. In: *Expanding the Production and Use of Cool Season Food Legumes*. (Eds.: MUEHLBAUER, F. J. & KAISER, J.) 832-846. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.
- GIANINAZZI, S., GIANINAZZI-PEARSON, V. & DEXHEIMER, J., 1979. Enzymatic studies on the metabolism of vesicular-arbuscular mycorrhiza. III. Ultrastructural location of acid and alkaline phosphatase in onion roots infected by *Glomus mosseae* (Nicol. and Gerd.). *New Phytol.* **82**. 127-132.
- GIANINAZZI-PEARSON, V. et al., 1981. Source of additional phosphorus absorbed from soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal soybeans. *Physiol. Veg.* **19**. 33-43.
- GILDON, A. & TINKER, P. B., 1983a. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and heavy metals in plants. I. The effect of heavy metals on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New Phytol.* **95**. 247-261.
- GILDON, A. & TINKER, P. B., 1983b. Interactions of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection and heavy metals in plants. II. The effect of infection on uptake of copper. *New Phytol.* **95**. 263-268.
- GRAHAM, J. H., LEONARD, R. T. & MENGE, J. A., 1981. Membrane-mediated decrease in root exudation responsible for phosphorus inhibition of vesicular-arbuscular mycorrhiza formation. *Plant Physiol.* **68**. 548.
- HASELWANDTER, K. & BERRECK, M., 1994. Accumulation of radionuclides in fungi. In: *Metal Ions in Fungi*. (Eds.: WINKELMANN, G. & WINGE, D.) 259-278. Marcel Dekker. New York.

- HEPPER, C. M., 1983. The effect of nitrate and phosphate on vesicular-arbuscular mycorrhizal infection of lettuce. *New Phytol.* **93**. 389-399.
- JAKOBSEN, I., 1994. Research approaches to study the functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas in the field. *Plant and Soil.* **159**. 141-147.
- JAKOBSEN, I., 1995. Transport of phosphorus and carbon in VA mycorrhizas. In: *Mycorrhiza - Structure, Function, Molecular Biology and Biotechnology.* (Eds.: VARMA, A. & HOCK, B.) 297-324. Springer. Berlin.
- JAKOBSEN, I. & ROSENDAHL, L., 1990. Carbon flow into soil and external hyphae from roots of mycorrhizal cucumber plants. *New Phytol.* **115**. 77-83.
- JAYACHANDRAN, K., SCHWAB, A. & PHETRICK, B. A. D., 1992. Mineralization of organic phosphorus by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* **24**. 897-903.
- JONER, E. J., 1994. Arbuscular-mycorrhiza and plant utilization of organic phosphorus in soil. Doctor Scientiarum Thesis. Agricultural University of Norway.
- JONER, E. J. & JAKOBSEN, I., 1994. Contribution by two arbuscular mycorrhizal fungi to P uptake by cucumber (*Cucumis sativus* L.) from ³²P-labelled organic matter during mineralization in soil. *Plant and Soil.* **163**. 203-209.
- KOTHARI, S. K., MARSCHNER, H. & GEORGE, E., 1990. Effect of VA mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms on root and shoot morphology, growth and water relations in maize. *New Phytol.* **116**. 303-311.
- KOTHARI, S. K., MARSCHNER, H. & RÖMHELD, V., 1991. Effect of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and rhizosphere micro-organisms on manganese reduction in the rhizosphere and manganese concentrations in maize (*Zea mays* L.). *New Phytol.* **117**. 649-655.
- LEYVAL, C. et al., 1991. Influence of endomycorrhizas on maize uptake of Pb, Cu, and Cd applied as mineral salts and sewage sludge. In: *Heavy Metals in the Environment.* (Ed.: FARMER, J. G.) 204-207. CEP Consultants Ltd. The Netherlands.
- LI, X. L., GEORGE, E. & MARSCHNER, H., 1991. Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil. *Plant and Soil.* **136**. 41-48.
- MIRANDA, J. C. C. & HARRIS, P. J., 1994a. Effects of soil phosphorus on spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* **128**. 103-108.
- MIRANDA, J. C. C. & HARRIS, P. J., 1994b. The effect of soil phosphorus on the external mycelium growth of arbuscular mycorrhizal fungi during the early stages of mycorrhiza formation. *Plant and Soil.* **166**. 271-280.
- PEARSON, J. N. & JAKOBSEN, I., 1993. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ³³P and ³²P. *New Phytol.* **124**. 489-494.
- PINOCHET, J., CAMPRUBI, A. & CALVET, C., 1993. Effects of the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* and the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* on the growth of EMLA-26 apple rootstock. *Mycorrhiza.* **4**. 79-83.
- POSTA, K. & FÜLEKY, G., 1995. Phosphatase activity and phosphate-solubilizing bacteria in the rhizosphere of mycorrhizal maize plants. Arbuscular mycorrhizas as a link between East and West European countries. *Proc. Conference, Kazimierz Pulaski Polonia Collegium, Jagellonian University, Krakow, Poland, 2-5 June 1994.* 66-71.
- POSTA, K. & FÜLEKY, G., 1997. Growth and phosphorus nutrition of mycorrhizal maize plants at different soil volumes and phosphorus supply. *Acta Agron.* **45**. 135-145.
- POSTA, K., MARSCHNER, H. & RÖMHELD, V., 1994. Manganese reduction in the rhizosphere of mycorrhizal and nonmycorrhizal maize. *Mycorrhiza.* **5**. 119-124.
- ROGERS, R. D. & WILLIAMS, S. E., 1986. Vesicular-arbuscular mycorrhiza: influence on plant uptake of cesium and cobalt. *Soil Biol. Biochem.* **18**. 371-376.
- SANDERS, F. E., 1975. The effect of foliar-applied phosphate on the mycorrhizal infection of onions. In: *Endomycorrhizae.* (Eds.: SANDERS, F. E., MOSSE, B. & TINKER, P. B.) 261-276. Academic Press. London-New York.

- SMITH, G. S. & KAPLAN, D. T., 1988. Influence of mycorrhizal fungus, phosphorus, and burrowing nematode interactions on growth of roughlemon citrus seedlings. *J. Nematol.* **20**, 539-544.
- SUBRAMANIAN, K. S. & CHAREST, C., 1995. Influence of arbuscular mycorrhizae on the metabolism of maize under drought stress. *Mycorrhiza*. **5**, 273-278.
- TARAFDAR, J. C. & CLAASSEN, N., 1988. Organic phosphorus compounds as a phosphorus source for higher plants through the activity of phosphatases produced by plant roots and micro-organisms. *Biol. Fertil. Soils*. **5**, 308-312.
- TARAFDAR, J. C. & MARSCHNER, H., 1994a. Efficiency of VAM hyphae in utilisation of organic phosphorus by wheat plants. *Soil Sci. Plant Nutr.* **40**, 593-600.
- TARAFDAR, J. C. & MARSCHNER, H., 1994b. Phosphatase activity in the rhizosphere and hyphosphere of VA mycorrhizal wheat supplied with inorganic and organic phosphorus. *Soil Biol. Biochem.* **26**, 387-395.
- TARAFDAR, J. C. & MARSCHNER, H., 1995. Dual inoculation with *Aspergillus fumigatus* and *Glomus mosseae* enhances biomass production and nutrient uptake in wheat (*Triticum aestivum* L.) supplied with organic phosphorus as Na-phytate. *Plant and Soil*. **173**, 97-102.
- TARAFDAR, J. C., RAO, A. V. & BALA, K., 1988. Production of phosphatases by fungi isolated from desert soils. *Folia Microbiol.* **33**, 453-457.
- THOMSON, B. D., ROBSON, A. D. & ABBOTT, L. K., 1986. Effects of phosphorus on the formation of mycorrhizas by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* in relation to root carbohydrates. *New Phytol.* **103**, 751-765.
- THOMSON, B. D., ROBSON, A. D. & ABBOTT, L. K., 1991. Soil mediated effects of phosphorus supply on the formation of mycorrhizas by *Scutellispora calospora* (Nicol and Gerd.) Walker and Sanders on subterranean clover. *New Phytol.* **118**, 463-469.
- TROUVELOT, A., KOUGH, J. L. & GIANINAZZI-PEARSON, V., 1986. Mesure du taux de mycorrhization VA d'un système racinaire. Recherche de méthodes d'estimation ayant une signification fonctionnelle. In: *Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae*. (Eds.: GIANINAZZI-PEARSON, V. & GIANINAZZI, S.) 217-221. INRA. Paris.
- TURNAU, K., KOTTKE, I. & OBERWINKLER, F., 1993. Element localization in mycorrhizal roots *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn collected from experimental plots treated with cadmium dust. *New Phytol.* **123**, 313-324.
- VÖRÖS, I. & SZEGI, J., 1992. Studies on the colonization of recultivated mine spoils by endomycorrhizal fungi. *Zentrallbl. Mikrobiol.* **147**, 236-243.
- WEISSENHORN, I., LEYVAL, C. & BERTHLIN, J., 1993. Cd-tolerant arbuscular mycorrhizal (AM) fungi from heavy metal polluted soil. *Plant and Soil*. **157**, 247-256.
- WINKELMANN, G. & WINGE, D., 1994. *Metal Ions in Fungi*. Marcel Dekker. New York.
- ZHENGJIA, H. & XIANGDONG, G., 1991. Pretransplant inoculation with VA mycorrhizal fungi and *Fusarium* blight of cotton. *Soil Biol Biochem.* **23**, 201-203.

Érkezett: 1997. május 12.

POSTA KATALIN

Gödöllői Agrártudományi Egyetem
Mikrobiológiai Tanszék